

REMARQUES SUR LA STRUCTURE DES PLANTULES DES PODOSTÉMONACÉES

par R. SCHNELL et G. CUSSET

HISTORIQUE

Dès 1881, E. WARMING avait décrit la structure de la plantule de *Castelnavia princeps* Tul. et Wedd., et souligné les caractères très particuliers qu'elle présente. Lors de la germination, une élévation considérable des cotylédons (dont le sommet reste encore inclus dans le tégument) fait sortir la plantule de la graine. A ce stade jeune, la base de la plantule, qui ne manifeste aucun développement de racine, porte déjà une touffe dense de poils, à aspect de rhizoïdes. Aucune coiffe n'est visible.

La figure 26 publiée par WARMING (1881) mettait en évidence, entre les « rhizoïdes », à l'apex même de la base de la plantule, une tache foncée, pour laquelle aucune interprétation n'était proposée. Dans sa publication de 1883, WARMING avait supprimé de son dessin cette tache, la considérant peut-être comme une impureté accidentelle de la préparation. Depuis lors, les figures publiées dans de nombreux ouvrages ont reproduit cette structure publiée en 1883.

WILLIS (1902) a étudié les germinations de Podostémonacées de Ceylan, appartenant à plusieurs genres. Ses figures, qui ont été reproduites par VELENOVSKY, mettent elles aussi en évidence l'absence de racine chez les plantules.

L'absence de racine, chez la plantule des Podostémonacées, est, depuis lors, admise par les divers auteurs. Par contre, chez de nombreuses espèces, des organes plus ou moins allongés, parfois très longs et portant des bourgeons, ont été, chez les plantes adultes, interprétés comme des racines adventives.

PROBLÈMES MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES POSÉS PAR LES PLANTULES DE PODOSTÉMONACÉES

L'intérêt majeur des plantules des Podostémonacées est d'éclairer l'origine et la signification — souvent controversée — des organes présentés par la plante adulte : « thalles », « feuilles », « racines », ou encore organes interprétés comme résultat de la coalescence de tiges ou de bases de feuilles, et parfois qualifiés de « fasciations ».



Photos 1 a 3 : de gauche a droite : 1, Plantule d'un *Apinagia*, avec apparition d'une feuille entre les cotylédons. On remarque l'épiderme non pigmenté, recouvrant les tissus internes, riches en chloroplastes. — 2-3, Plantules d'*Apinagia*.

Par ailleurs, les remarquables singularités de leurs plantules amènent à en rechercher l'origine, soit dans des structures communes avec d'autres plantes aquatiques, soit dans des affinités avec certaines familles présentant des particularités comparables.

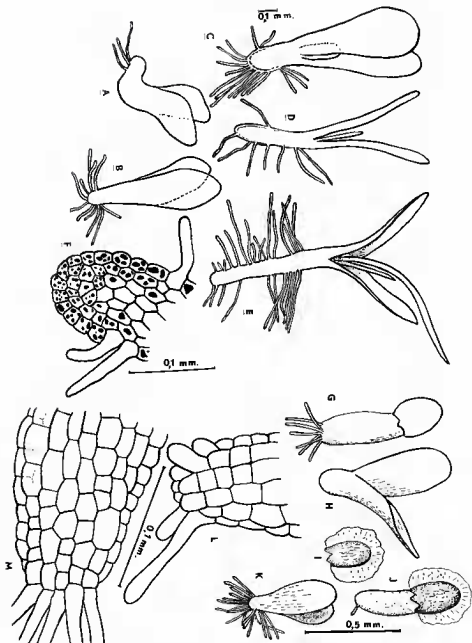
Sur le plan morphologique, ces structures peuvent suggérer diverses interprétations, notamment en ce qui concerne la signification des étranges « rhizoïdes » qui coiffent le pôle inférieur arhize des plantules. L'absence elle-même de racine principale amène à poser le problème de son déterminisme.

Enfin, la nécessité pour ces plantules de poursuivre leur développement sans être entraînées par le courant des crues, pose le problème de leur fixation aux rochers.

L'absence de racine principale, admise par les divers auteurs, est un caractère qui paraîtrait rapprocher, — sur le plan morphologique du moins —, les Podostémonacées des Monocotylédones, chez lesquelles la racine principale se développe peu, et est rapidement relayée par des racines adventives. La présence d'une gaine à la base des feuilles des Podostémonacées (WARMING, 1888, p. 495) constituerait également un argument pour un rapprochement morphologique avec les Monocotylédones. Enfin on pourrait mentionner l'analogie — peut-être fortuite — avec les jeunes plantules d'*Aponogeton* (cf. fig. 652, p. 976, in WETTSTEIN, Handb. Syst. Bot., II (1935), également pourvues d'une touffe de poils sur le pôle inférieur, où la racine principale ne se développe pas; mais, s'il y a analogie, la structure n'est cependant pas identique et le nombre des cotylédons, à lui seul, suffirait, s'il était nécessaire, pour séparer ces deux exemples convergents.

L'analogie avec les Saxifragacées (famille dont on a généralement rapproché les Podostémonacées) a également été soulignée. Chez certains *Saxifraga* alpins, la très jeune plantule, sortant de la graine, est, elle aussi, pourvue d'une touffe dense de poils, servant peut-être à la fixation rapide de la plante (FAVARGER, 1954), et ayant « l'aspect morphologique, la vitesse de croissance et le comportement cytologique des poils absorbants de la racine »; on les a rapprochés de ceux des plantules de Podostémonacées (cf. EMBERGER, 1960, p. 1365-1366). Toutefois il y a lieu de souligner que, si les poils sont issus de la base de la plantule chez les Podostémonacées, ils sont au contraire produits par l'albumen chez les Saxifragacées. Il s'agirait donc d'une « convergence hétéroplastique », au sens de MANGENOT (1952, p. 150); mais de telles convergences hétéroplastiques ne sont-elles pas parfois l'indice d'une même « tendance » — témoin d'affinités taxonomiques — comme semblerait l'indiquer le cas (également cité par MANGENOT, 1952, p. 156) des *Prevooslea* et *Neuro-pellis*, Convolvulacées, dont le fruit possède des ailes membraneuses, issues chez le premier de deux sépales, et chez le second de la préfeuille?

Dans un autre ordre d'idées, on peut se demander si la touffe basale de poils des plantules arhizes de Podostémonacées ne serait peut-être pas à rapprocher des poils absorbants qui, chez d'autres plantes (telles que les Graminées), peuvent apparaître sur un organe de la plantule



Pl. I. — Germination de *Tristicha trifaria* : A, B : jeunes stades ; C, D, E : stades plus avancés, avec apparition des feuilles ; F : base d'une plantule, avec les vacuoles contenant le pigment rose (figurées en noir) ; G, H, J, K : jeunes stades ; I : graine vide, après la germination ; L, M : bases de plantules, montrant le développement des « rhizoïdes » dans le prolongement des files cellulaires superficielles.
 A-F : d'après des germinations élevées en lumière continue.
 G-M : d'après des germinations élevées avec une photopériode de 12 heures.

autre que la racine elle-même; mentionnons à ce propos les poils absorbants qui apparaissent sur la coléorhize de *Phalaris canariensis* (cf. JACQUES-FÉLIX, C.R. Ac. Sc., 1957; cf. J. L. GUIGNARD, Rech. Embr. Gram., 1962, p. 582).

Enfin, une comparaison féconde peut être entrevue avec le cas des *Azolla*, dont la racine, « lorsqu'elle cesse de s'allonger, devient un pinceau de poils, les cellules du sommet se développant en organes identiques aux poils absorbants normalement présents » (EMBERGER, 1960, p. 63).

Les observations que nous apportons ici concernent quelques Podostémonacées des hauts de rivières de Guyane, région où l'un de nous (S.) a pu voyager en 1961 et récolter d'assez nombreuses Podostémonacées. Les graines ayant servi à notre expérimentation ont été obligeamment mises à notre disposition par notre éminent confrère et ami Francis HALLÉ, qui, ayant effectué une mission botanique en Guyane en 1962¹, a pu récolter lui aussi de nombreux spécimens et les graines de bon nombre d'espèces. Nous le remercions très vivement de la collaboration qu'il a ainsi apportée à ce travail.

LA GRAINE DES PODOSTÉMONACÉES

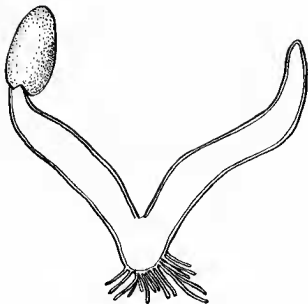
Le rythme du développement des Podostémonacées est, comme on le sait, étroitement lié à celui du niveau des rivières. Lors des hautes eaux, les plantes, immergées, sont stériles, mais, dès la baisse des eaux, les fleurs sont préformées dans la spathe qui existe chez la plupart d'entre elles. Dès qu'intervient l'émersion, une croissance extrêmement rapide du pédoncule fait sortir la fleur à l'air. La fécondation a lieu, et, au bout d'un temps très court, la capsule est mûre. La plante, émergée sur son support rocheux exposé au soleil, est aussitôt desséchée et meurt. Souvent les pédicelles ou les hampes florales (*Mourera*) sont alors coriaces, — structure qui s'oppose à la carnosité de la plante immergée ou émergente.

Les graines sont de très petite taille (de l'ordre de 0,2 mm), dépourvues d'albumen, avec un embryon à 2 cotylédons, devenant chlorophylliens dès un stade précoce.

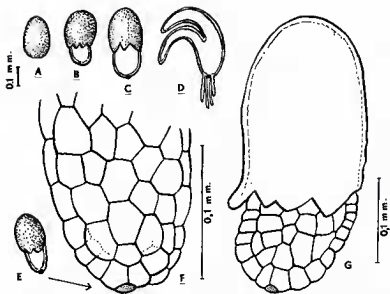
Il est remarquable de constater que, contrairement à celles de nombreuses plantes aquatiques, les graines des Podostémonacées sont capables de survivre en milieu non aquatique, et même de conserver leur pouvoir germinatif pendant une longue période de dessiccation. Les

1. Ces deux missions ont été effectuées dans le cadre des travaux en vue de l'élaboration de la Flore de Guyane, entreprise par le Muséum National d'Histoire Naturelle, sous la direction de M. le Professeur AUBREVILLE.

Nous tenons à remercier ici le Centre National de la Recherche Scientifique et l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer pour l'aide puissante qu'ils ont bien voulu apporter à ces missions. Nous exprimons également notre gratitude à notre collègue et ami J. HOOK, qui s'est aimablement chargé, avec dévouement et compétence, de toute l'organisation pratique de ces missions.



Pl. 2. — Germination de *Mourera fluvialis*.



Pl. 3. — Germination d'*Apinagia* sp. : A : graine; B, C : début de la germination; D : plantule avec ses deux cotylédons; E, F, G : germination, montrant la « tache foncée » apicale.

graines utilisées dans ce travail ont fort bien germé après avoir été gardées plusieurs semaines (et même plusieurs mois) à sec.

Ce fait, conjointement avec leur petitesse, permet de tenir pour vraisemblable que la dispersion de ces plantes peut être couramment effectuée par les oiseaux. Ce n'est d'ailleurs que par un tel mécanisme que peut s'expliquer la répartition des Podostémonacées, — une même espèce pouvant par exemple exister dans plusieurs hauts de rivières, voire dans des bassins hydrographiques différents, alors qu'une dispersion hydrochore ne pourrait expliquer une telle répartition. Rappelons aussi que *Tristicha trifaria* existe à la fois en Afrique et en Amérique tropicale. L'idée d'une dispersion de ces plantes par les oiseaux avait déjà été adoptée par ENGLER (1930, p. 25). Le cas est d'ailleurs tout à fait homologue de celui de nombreuses plantes de lieux humides, à petites graines, qui, comme l'avaient souligné CHEVALIER et PERRIER DE LA BATHIE, sont transportées par les oiseaux, et possèdent, de ce fait, une aire très vaste (*Drosera*, *Burmannia*, *Sauvagesia*, Cypéracées diverses, etc...).

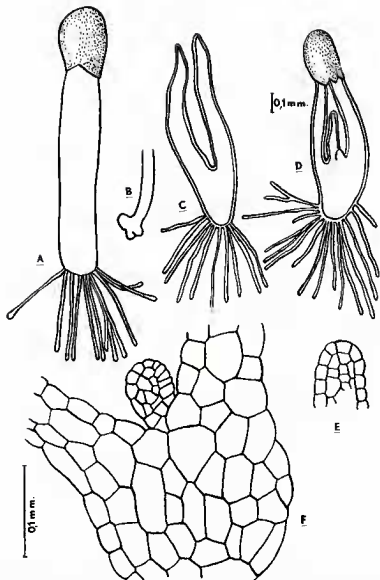
La résistance des graines de Podostémonacées se manifeste également vis-à-vis de la température. Des graines en expérience ont parfaitement germé après être restées (sans germer) plusieurs jours dans une eau à basse température (environ 10°) : il a suffi de leur fournir une eau plus chaude (environ 22°) pour que la germination se fasse.

La température paraît être le facteur décisif pour la germination : les espèces expérimentées, d'écologie diverse (rapides, rochers immergés), ont vu leurs graines germer dès que leur a été fournie une eau à une température suffisante. L'agitation et l'aération de l'eau — vraisemblablement nécessaires au développement des plantes adultes (au moins chez certaines espèces) — ne sont nullement nécessaires à la germination. De même, pour les espèces étudiées, la photopériode ne paraît jouer aucun rôle : les germinations ont eu lieu et les plantules ont pu se développer même en lumière continue. Il ne semble pas qu'il y ait nécessité d'une « post-maturation ».

MORPHOLOGIE DES PLANTULES

Les graines ont été placées dans de l'eau non courante, mais renouvelée fréquemment, à une température moyenne d'environ 22° C. Peu de jours après l'immersion les graines ont germé, en très grande abondance pour certaines espèces. Dans certains cas, les graines ont germé à l'intérieur même de la capsule.

La morphologie des plantules de *Mourera fluviatilis* et de divers *Apinagia* s'est révélée très comparable. Leur germination a débuté par un considérable allongement des cotylédons, sortant du tégument, où ne restait plus encastré que leur sommet. Rapidement, le pôle basal s'est trouvé couvert d'une touffe de « rhizoïdes ». Tant chez *Mourera* que chez les *Apinagia* étudiés (qui paraissent proches d'*A. richardiana* (Tul.) Van Royen, sinon identiques), les cotylédons sont à peu près isodiamétriques, avec un épiderme incolore et une région centrale riche en chlorophylle.



Pl. 4. — Germination d'*Aprnagia* sp. **A** : jeune stade; **B** : extrémité d'un « rhizoïde »; **C** : jeune plantule; **D**, **F** : plantules avec formation de feuilles; **E**, sommet de l'ébauche foliaire de D.

Chez toutes ces espèces, la tache foncée basale¹ était présente, parfois plus ou moins masquée par les bases des « rhizoïdes ».

Tristicha trifaria (Bory) Sprengel [*T. hypnoides* (Went) Spr.] a présenté des plantules très différentes de celles des autres espèces. Les cotylédons en sont largement aplatis-spatulés, translucides, paraissant constitués par une seule assise cellulaire. Aucun appareil conducteur ne paraît y exister. L'axe de la plantule, en-dessous des cotylédons, était nettement développé, jusqu'à atteindre une longueur de près d'1 mm au bout de quelques jours. Chez les très jeunes germinations, cet axe est encore très court, mais il s'accroît rapidement les jours suivants. En raison de sa position, cet axe pourrait avoir la valeur d'un hypocotyle (ou d'un hypocotyle plus une courte racine principale?) Enfin, il y a lieu de noter l'abondance d'un pigment rose dans cet axe et sur la marge de la base des cotylédons chez les spécimens élevés en lumière continue; ce pigment fait défaut chez ceux vivant sous une photopériode de douze heures. Les feuilles qui apparaissent au-dessus des cotylédons sont elles aussi aplaties.

Il y a lieu de noter que, chez cette dernière espèce, aucune plantule n'a présenté la tache brune apicale caractéristique des autres espèces.

Les plantules des diverses espèces étudiées — élevées dans de l'eau (ordinaire ou distillée), ou même sur une solution minérale diluée (Knop non glucosé) — n'ont, dans les cultures mentionnées ici, jamais dépassé le stade où apparaissent les premières feuilles, au-dessus des cotylédons. Elles dépérissent ensuite rapidement, sans doute par épuisement de leurs réserves.

ESSAI D'INTERPRÉTATION

Les plantules examinées ont en commun un certain nombre de caractères :

1. pas de développement apparent d'une racine principale — fait qui avait déjà été noté par nos prédécesseurs,

2. réduction du développement de l'hypocotyle, qui s'allonge peu, sauf chez *Tristicha trifaria* chez qui il reste d'ailleurs assez court, et paraît cesser son élongation au bout de quelques jours,

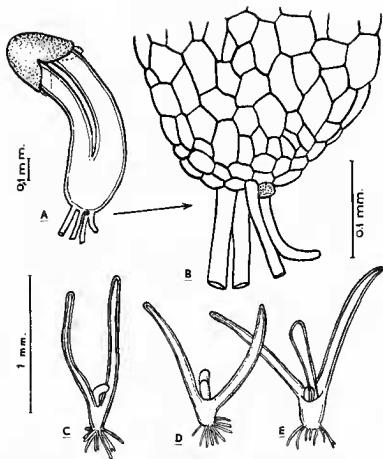
3. apparition de feuilles au-dessus des cotylédons,

4. absence vraisemblable d'appareil conducteur différencié (dans la mesure où nos observations par transparence, sur la plante vivante, ont permis de le constater); ce caractère devra être précisé par des coupes au cours d'un travail ultérieur,

5. développement d'une touffe basale dense de « rhizoïdes »; toutefois chez *Tristicha* les « rhizoïdes » sont insérés sur une longueur notable de l'axe — fait vraisemblablement en rapport avec son élongation.

L'allongement de l'hypocotyle que présente la plantule de *Tristicha*

1. Figurée par WARMING (1881).



Pl. 5. — Germination d'*Apinagia* sp. : **A, B** : plantules élevées en lumière continue; **C-E** : plantules élevées avec une photopériode de 12 heures. Chez la plantule **A-B**, la « lache foncée » apicale est bien visible. Chez **C, D, E**, elle est masquée par les « rhizoïdes ».

est peut-être à mettre en parallèle avec le rôle fondamental que joue, dans l'appareil végétatif de cette plante, l'axe, alors qu'il a une moindre individualité dans le genre *Apinagia* et surtout dans le genre *Mourera*. De façon comparable, la forme très particulière des cotylédons chez les *Apinagia* et *Mourera* étudiés mérite probablement d'être rapprochée de la très grande spécialisation morphologique du limbe chez ces plantes; par contre les cotylédons aplatis (et les premières feuilles qui le sont aussi) de *Tristicha* pourraient être en relation avec les caractères de leurs feuilles dans la structure adulte.

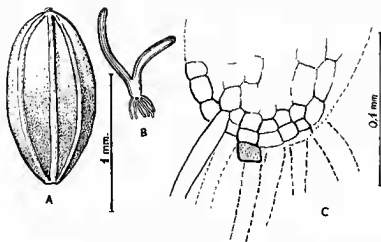
Le développement de la touffe basale de « rhizoïdes » peut être rap-

proché de l'exemple — cité plus haut — des *Azolla*, chez qui l'arrêt d'allongement de la racine s'accompagne du développement apical d'une touffe de poils ayant les caractères de poils absorbants.

Peut-être conviendrait-il de rapprocher ces faits des interprétations de MEN (1879), pour qui « l'apparition des poils est, dans une certaine mesure, liée au ralentissement dans l'allongement des racines ».

L'absence de développement d'une racine principale mériterait d'être étudiée, sur le plan anatomique et sur le plan d'éventuelles corrélations. Il importerait de préciser si une ébauche de radicule existe dans le jeune embryon.

La tache foncée, déjà vue par WARMING chez *Castelnavia princeps*, et retrouvée chez nos espèces à axe non allongé, est difficile à inter-



Pl. 6. — Germination d'*Apinagia* (?) sp. : A : capsule; B : plantule jeune; C : partie inférieure de la plantule montrant la « tache foncée ».

prêter, — d'autant plus qu'elle est souvent masquée par la base des « rhizoïdes ». D'assez nombreux spécimens favorables nous ont cependant permis de reconnaître sa forme et sa disposition, qui évoquent celles d'une cellule apicale. Ceci pourrait suggérer l'hypothèse (qu'il conviendrait de vérifier) suivant laquelle elle représenterait une apicale nécrosée de bonne heure¹. L'absence de cette structure chez *Tristicha*, qui possède un axe plus long, serait peut-être à l'appui d'une telle interprétation hypothétique. Le pinceau apical de « rhizoïdes » s'interpréterait alors comme des poils absorbants devant leur localisation à l'absence de développe-

1. Lorsque les plantules dépérissent, les cellules superficielles de l'extrémité basale de leur axe se nécrosent et acquièrent une teinte brune identique à celle de la « tache foncée ». Ce serait, semble-t-il, un argument pour interpréter cette dernière comme une cellule nécrosée.

ment de la racine¹. A cette interprétation indiscutablement séduisante, on pourrait toutefois objecter que la « tache foncée », dans des cas assez nombreux, se trouve au contraire en saillie au-dessus de la surface de la base de la plantule, ce qui pourrait suggérer une tout autre origine, peut-être même étrangère à la plantule. Il est vrai qu'il ne serait pas impossible *a priori* qu'une apicale nécrosée se trouve parfois rejetée vers l'extérieur par la croissance des cellules voisines. Pourtant l'existence fréquente de cette disposition constituerait un argument pour voir plutôt dans cette tache brune basale un vestige du suspenseur décrit par MAGNUS dès 1913.

BIBLIOGRAPHIE

- ACCORSI (W. R.). — Contribuição para o estudo biológico e ecológico das *Podostemonaceae* do Salto de Piracicaba (Anais Esc. Sup. Agric. « Luiz de Queiroz », **1** : 59-106, fig. 1-26 (1944); **3** : 400-424, fig. 1-26 (1946).
- BUNNING (E.). — Morphogenesis in Plants (Survey of Biological Progress, **2** : 105-140 (1952).
- CHAMPAGNAT (P.). — Différenciation, Formation des racines et des bourgeons (in ROULLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, XIV : 839-908 (1961); voir p. 844).
- EMBERGER (L.). — Les végétaux vasculaires (in CHADEFAUD et EMBERGER, Traité de Botanique, **1** (1960).
- ENGLER (A.). — *Podostemonaceae* (in ENGLER et PRANTL, Nat. Pfl., **18 a** : 3-68 (1930).
- FAVARGER (Cl.). — Sur une fonction curieuse de l'albumen pendant la germination (Bull. Soc. Bot. Suisse : 84-93 (1954).
- MAGNUS (W.). — Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen (Flora, CV, Heft **3** : 275-336 (1913).
- MANGENOT (G.). — L'évolution de l'ovule, du péstil et du fruit (Colloque C.N.R.S., Évolution et Phylogénie chez les Végétaux, Paris : 449-162 (1952).
- MER (E.). — Recherches expérimentales sur les conditions de développement des poils radicaux (C.R. Ac. Sc., Paris, **88** : 665 (1879).
- MER (E.). — Nouvelles recherches sur les conditions de développement des poils radicaux (C.R. Ac. Sc. **98** : 583 (1884).
- ROYEN (P. van). — The *Podostemaceae* of the New World (**1**, Meded. Bot. Mus. Utrecht, **107** : 1-154 (1951); **II**, *Ibid.*, **115** : 1-21 (1953), et Acta Bot. Neerlandica, **II**, **1** (1953); **III**, *Ibid.*, **119** : 215-263 (1954), et Act. Bot. Neerl. **III**, **2** (1954).
- YELENOVSKY (J.). — Vergleichende Morphologie der Pflanzen (**II** : 390-395, fig. 245 (1907).
- WARNING (E.). — Familien *Podostemaceae* (Fort. Kongelige danske Vidensk. selsk. Med. 6^e série, **2** : 1-34 et 77-130 (1881).
- WARNING (E.). — Zur Biologie der Keimpflanzen (Bot. Zeit., 1883).
- WARNING (E.). — Studien über die Familie der *Podostemaceae* (Engl. Bot. Jahrb. **4** : 217-223 (1883).
- WARNING (E.). — Études sur la famille des Podostémacées (Kgl. Vidensk. Selsk. Skrifter, 6^e série, **4**, **8** (1888).
- WARNING (E.). — *Podostemaceae* (in ENGLER et PRANTL, Nat. Pfl., **2 a** : 1-22 (1890).
- WEDDELL. — Sur les Podostémacées en général et leur distribution géographique en particulier (Bull. Soc. Bot. Fr. : 50-56 (1872).
- WILLS (J.-C.). — Studies of the Morphology and Ecology of the *Podostemaceae* of Ceylon and India (Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, **1**, **4** (1902).

1. Une telle interprétation serait en accord avec des faits physiologiques récemment mis en évidence : la suppression ou l'inactivation de la pointe de la racine — ou des cellules apicales — amène une production de poils absorbants à son sommet (BUNNING, 1952; cf. CHAMPAGNAT, 1961, p. 844).